

饥饿胁迫对猛虾蛄不同组织免疫酶活性的影响*

赵旺^{1,2}, 温为庚^{1,2}, 谭春明^{1,2}, 黄星美^{1,2},
杨蕊^{1,2}, 陈明强^{1,2}, 杨其彬^{1,2}, 陈旭^{1,2}

1. 中国水产科学研究院南海水产研究所 / 热带水产研究开发中心 / 三亚热带水产研究院, 海南 三亚 572018
2. 农业农村部南海渔业资源开发利用重点试验室, 广东 广州 510300

摘要: 研究了饥饿胁迫对猛虾蛄 *Harpiosquilla harpax* 肠道、血液、肝胰脏和肌肉的六种免疫酶活性的影响。实验虾蛄禁食 1、6、11 和 21 d 后, 分别采集样品并测定酶活力。结果表明: 饥饿胁迫时间对猛虾蛄免疫酶活性影响显著 ($P < 0.05$)。轻度饥饿时猛虾蛄免疫酶活性被诱导, 重度时则被抑制。随着饥饿时间的延长: 1) 肠道中各免疫酶 (过氧化氢酶 (CAT)、酸性磷酸酶 (ACP)、碱性磷酸酶 (AKP)、总超氧化物歧化酶 (T-SOD)、谷胱甘肽过氧化物酶 (GSH-PX) 和过氧化物酶 (POD)) 的活力均呈现“先增后降”的趋势; 2) 血液中除了 CAT 呈现“先降后增”外, 其他为“先增后降”; 3) 肝胰脏中 CAT 活力逐渐下降, 而 GSH-PX 却“先降后增”, 其他“先增后降”; 4) 肌肉组织中 AKP 略微下降, 其他为“先增后降”。

关键词: 猛虾蛄 *Harpiosquilla harpax*; 饥饿胁迫; 免疫酶; 抗氧化

中图分类号: S917.4 **文献标志码:** A **文章编号:** 0529-6579 (2021) 04-0026-08

Effects of starvation stress on the activities of immune enzymes in different tissues of *Harpiosquilla harpax*

ZHAO Wang^{1,2}, WEN Weigeng^{1,2}, TAN Chunming^{1,2}, HUANG Xingmei^{1,2},
YANG Rui^{1,2}, CHEN Mingqiang^{1,2}, YANG Qibin^{1,2}, CHEN Xu^{1,2}

1. South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences / Tropical Fisheries Research and Development Center / Sanya Tropical Fisheries Research Institute, Sanya 572018, China
2. Key Lab of South China Sea Fishery Resource Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Guangzhou 510300, China

Abstract: This study was conducted to investigate the effects of starvation stress on the activities of six immune enzymes in the intestine, blood, hepatopancreas and muscle of *Harpiosquilla harpax*. The experimental animals were starved for 1, 6, 11 and 21 days, then samples were collected and activities of immune enzyme were analyzed, respectively. The results showed that, effect on the activities of immune enzymes was significantly by starveling time ($P < 0.05$). The immune enzyme activity of the animal was induced when mild starvation and inhibited under severe stress. With the prolongation of starveling time, it was shown that: 1) the activities of various immune enzymes of CAT, ACP, AKP, T-SOD, GSH-PX and POD in the intestine all showed a trend of "increase first, then decrease"; 2) in blood, except CAT, showed a trend of "first decrease then increase", the others increased first and then decreased; 3) in he-

* 收稿日期: 2020-04-20

录用日期: 2020-06-05

网络首发日期: 2020-10-28

基金项目: 三亚市农业科技创新项目 (2017NK01); 海南省重点研发计划项目 (ZDYF2018096)

作者简介: 赵旺 (1987年生), 男; 研究方向: 甲壳类贝类繁殖生物学; E-mail: zhaowang522@163.com

通信作者: 温为庚 (1963年生), 男; 研究方向: 甲壳类繁殖生物学; E-mail: wenweigeng@163.com

patopancreas, the activity of CAT decreased gradually, ACP, AKP, T-SOD and POD showed a trend of "increase first and then decrease", while GSH-Px showed a trend of "decrease first and then increase"; 4) in muscle tissue, except that AKP slightly decreased, the other immune enzyme activities showed a trend of "increase first and then decrease".

Key words: *Harpiosquilla harpax*; starvation stress; immune enzyme; antioxidant

虾蛄 *Oratosquilla oratoria* 属节肢动物门 Arthropoda 软甲纲 Malacostraca 口足目 Stomatopoda 虾蛄科 Squillidae, 俗称“濼尿虾”“螳螂虾”“虾爬子”和“富贵虾”等, 其生活的底质以泥底或沙泥底为主。广泛分布于印度尼西亚、马来西亚、日本、中国东南沿海及台湾地区海域等, 地中海沿岸和墨西哥湾也有分布^[1-6]。猛虾蛄 *Harpiosquilla harpax* 的体形较大、可食部分多, 又因其肉质鲜美、营养丰富, 深受消费者喜爱^[7]。随着人们生活水平的提高, 猛虾蛄的市场需求不断增加, 虾蛄资源的开发利用变得日益突出。

当环境因子和进食量发生改变后, 水生生物发生应激反应, 自身的免疫受到影响, 对病原菌的感染提高, 从而导致疾病的爆发。水生动物容易受环境和饥饿的胁迫, 它们通过改变自身各种酶的活性来调节代谢水平、能量分配和能源物质消耗, 应对胁迫, 以维持生理活动。饥饿是水生动物常遇的胁迫因子, 也是国内外学者研究的热点课题。学者报道: 饥饿影响刀鲚 *Coilia nasus*、卵形鲳鲹 *Trachinotus ovatus* 等鱼类体成分、器官组织、抗氧化生理生化指标^[8-11], 也影响贝类^[12-13] 以及刺参 *Apostichopus japonicus*^[14] 和克氏原螯虾 *Procambarus clarkii*^[15] 消化酶和免疫酶活性。长时间饥饿, 虎斑乌贼 *Sepia pharaonis* 体质量和肝体比显著下降^[16]。周元雪^[17] 通过不同饥饿时间对口虾蛄免疫活性的影响, 研究表明, 随着饥饿时间的增加, 磷酸酶活力一直减小, 而过氧化氢酶、溶菌酶、过氧化物歧化酶活力表现为先增后减的趋势。猛虾蛄 *Harpiosquilla harpax* 是北部湾的优势种类, 夏季平均资源密度高达 209.83 kg/km²^[18], 本研究可为猛虾蛄饥饿胁迫实验提供研究参考, 同时也为进一步优化猛虾蛄的养殖模式提供一定的数据支撑。

本文以猛虾蛄为研究对象, 通过饥饿胁迫实验, 分析饥饿对猛虾蛄体内六种免疫酶活力的影响。为研究猛虾蛄在逆境胁迫条件下代谢调节机制提供参考。同时, 有利于更好地了解猛虾蛄的逆境调节机制, 为提高猛虾蛄养殖存活率和丰富

其养殖生态学理论提供支持。

1 材料和方法

1.1 实验材料

猛虾蛄购买自海南省陵水县新村渔港(海南省陵水黎族自治县), 共 166 尾, 用厚尼龙袋加水、充氧气并扎口, 运送至实验基地。实验所用猛虾蛄的平均体质量为(48.39±0.5) g/尾, 体长 14.5~15.8 cm, 体宽 2.4~3.1 cm。实验前, 先用沙滤海水暂养 7 d, 密度 10 尾/m², 用体质量 6~10 g 的鲜活凡纳滨对虾 *Litopenaeus vannamei*, 剪去头胸甲和尾尖部分, 每天过量投喂 2 次(6:00, 19:00), 2 h 后清除残饵。猛虾蛄养殖过程中水质参数: 温度(26.5±1.0) °C, pH 8.0±0.2, 盐度(33±0.6)‰, 溶氧大于 6.8 mg/L, 氨氮质量浓度小于 0.01 mg/L, 亚硝酸盐质量浓度小于 0.03 mg/L, 每日换水 1 次, 每次换水 50%。

1.2 实验方法

1.2.1 实验设计 选取暂养后活泼健康、附肢完整的猛虾蛄 120 尾, 随机投放, 每个池子 2 尾, 连续充气。实验水池为 60 个室内小水泥池(长 80 cm、宽 80 cm、水深 100 cm)。养殖条件与暂养条件相同, 暂养结束后, 全部统一停止投喂。分别在饥饿条件下处理 1、6、11、21 d 后取样, 每次随机取 6~10 尾虾蛄, 发现有虾蛄死亡的池子作废。取样时, 先剪掉掠足, 滤纸吸干水分。用 1 mL 注射器从靠近尾节处斜插入围心管抽取血液于离心管中, 剪开背部甲壳, 从尾部宽阔部位剪取肌肉 0.5 g, 分离出肠道和肝胰脏, 置离心管中, 所有操作在冰面进行, 样品-20 °C 保存。

1.2.2 样品处理 将各组所取样品称量体质量后, 按 1:2(m:v)的比例与 0.2 mol/L 生理盐水进行混合、研磨, 研磨液于 4 °C、4 000 r/min 离心 10 min, 取上清液, 置于-80 °C 冰箱保存待测, 总蛋白和各免疫酶活力分别采用相关试剂盒进行测定(购买自: 南京建成生物工程研究所)。每组样品平行测定 3 次。

1.2.3 数据处理 本论文中数据采用 Mean ±

SD 表达, 实验数据经 Excel 2010 初步整理后, 用 SPSS 21.3 进行统计分析, 先对数据作单因素方差分析 (ANOVA), 若处理间有显著差异, 再用 Duncan 法比较均值间的差异显著性 ($P < 0.05$)。

2 实验结果

2.1 饥饿胁迫对猛虾蛄过氧化氢酶活力的影响

饥饿胁迫对猛虾蛄过氧化氢酶 (CAT) 活力的影响见图 1。实验结果表明, 除饥饿 5 d 时血液的 CAT 活力变化不显著外, 不同饥饿时间对猛虾蛄各组织 CAT 活力的影响显著 ($P < 0.05$)。饥饿胁迫对肠道和肌肉组织 CAT 活力的影响较为一致, 均在第 10 天酶活力最高; 血液内 CAT 活力随饥饿时间的延长呈现“先增后降再增”的变化趋势, 而且波动幅度较大, 在饥饿胁迫第 10 天出现最低值 31.82 U/g, 并在第 20 天时 CAT 活力最大达 118.79 U/g; 而饥饿胁迫对肝胰腺 CAT 活力的影响却随着饥饿时间呈现逐渐下降趋势, 在饥饿胁迫第 20 天降至 16.69 U/g。

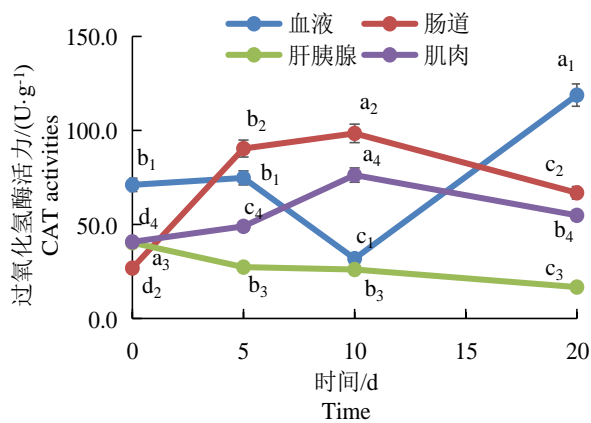


图 1 饥饿胁迫对猛虾蛄 CAT 活力的影响
字母(a~d)不同表示二者之间存在显著性差异, 下标数字 1~4 分别代表血液、肠道、肝胰腺和肌肉组织 4 组样品

Fig. 1 Effect of starvation stress on
CAT activities of *H. harpax*

Different letters (a-d) mean that there is a significant difference between the two groups, and the subscript numbers 1-4 represent the samples of blood, intestine, hepatopancreas and muscle tissue, respectively

2.2 饥饿胁迫对猛虾蛄酸性磷酸酶活力的影响

饥饿胁迫对猛虾蛄酸性磷酸酶 (ACP) 活力的影响见图 2。实验结果表明, 不同饥饿时间对猛虾蛄血液、肠道和肝胰腺 ACP 活力的影响存在差异,

而对肌肉组织 ACP 活力不存在显著变化 ($P > 0.05$)。其中, 饥饿胁迫对肠道和肝胰腺 ACP 活力的影响相一致, 表现为“先增后降”的变化趋势, 均在饥饿胁迫第 5 天时 ACP 活力最大, 分别为 333.43 和 335.57 U/g; 血液内 ACP 活力随饥饿时间的延长同样呈现“先增后降”的变化趋势, 但是仅在饥饿胁迫第 10 天出现显著变化。

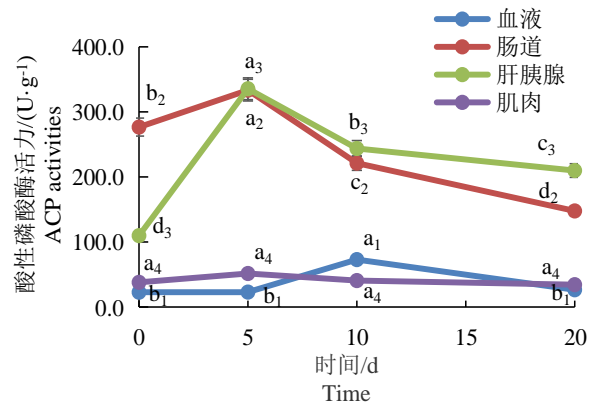


图 2 饥饿胁迫对猛虾蛄 ACP 活力的影响
字母(a~d)不同表示二者之间存在显著性差异, 下标数字 1~4 分别代表血液、肠道、肝胰腺和肌肉组织 4 组样品

Fig. 2 Effect of starvation stress on
ACP activities of *H. harpax*

Different letters (a-d) mean that there is a significant difference between the two groups, and the subscript numbers 1-4 represent the samples of blood, intestine, hepatopancreas and muscle tissue, respectively

2.3 饥饿胁迫对猛虾蛄碱性磷酸酶活力的影响

饥饿胁迫对猛虾蛄碱性磷酸酶 (AKP) 活力的影响见图 3。实验结果与酸性磷酸酶活力的变化趋势相似, 猛虾蛄血液、肠道和肝胰腺 AKP 活力随饥饿时间不同而变化, 部分时间里达到显著性变化 ($P < 0.05$)。饥饿胁迫对肠道和肝胰腺 AKP 活力的影响均表现为“先增后降”的变化趋势, 并在饥饿胁迫第 5 天时 AKP 活力最大, 分别为 614.49 和 251.97 U/g; 血液内 AKP 活力随饥饿时间的延长同样呈现“先增后降”的变化趋势, 但酶活力最大值出现在饥饿胁迫第 10 天。然而, 肌肉组织 AKP 活力一直处在较低值且其随饥饿胁迫的影响变化不明显。

2.4 饥饿胁迫对猛虾蛄总超氧化物歧化酶活力的影响

饥饿胁迫对猛虾蛄总超氧化物歧化酶 (T-SOD) 活力的影响见图 4。实验结果表明,

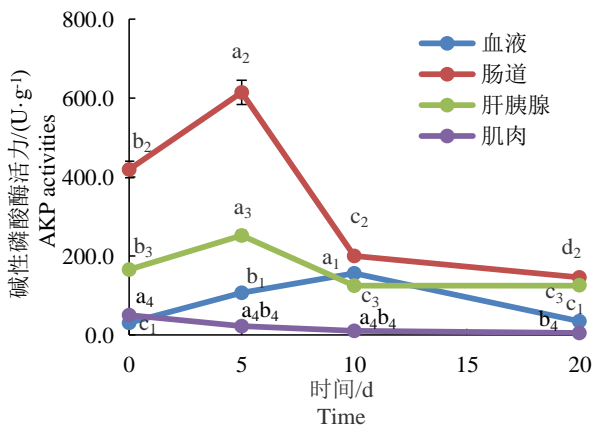


图 3 饥饿胁迫对猛虾蛄 AKP 活力的影响
字母(a~d)不同表示二者之间存在显著性差异,下标数字1~4分别代表血液、肠道、肝胰腺和肌肉组织4组样品

Fig. 3 Effect of starvation stress on
AKP activities of *H. harpax*

Different letters (a~d) mean that there is a significant difference between the two groups, and the subscript numbers 1~4 represent the samples of blood, intestine, hepatopancreas and muscle tissue, respectively

饥饿时间可影响猛虾蛄各组织 T-SOD 活力,甚至达到显著水平 ($P < 0.05$),且各组织 T-SOD 酶活力呈现相似的变化规律,表现为“先增后降”的变化趋势;在饥饿胁迫第 10 天时猛虾蛄体内血液、肠道、肝胰腺和肌肉组织的 T-SOD 活力与未饥饿胁迫 (0 d) 相比分别从 24.16、46.35、42.06、34.04 U/mg 提高到 41.18、104.76、57.03 和 67.27 U/mg。但是,随着饥饿时间的延长,T-SOD 活力在饥饿胁迫第 20 天均有所下降。

2.5 饥饿胁迫对猛虾蛄谷胱甘肽过氧化物酶活力的影响

饥饿胁迫对猛虾蛄谷胱甘肽过氧化物酶 (GSH-PX) 活力的影响见图 5。实验结果表明,不同饥饿时间猛虾蛄 GSH-PX 活力不同,甚至发生显著性变化 ($P < 0.05$)。其中,饥饿胁迫对血液和肠道 GSH-PX 活力的影响较为一致,均呈现“先增后降”的变化趋势并在饥饿第 10 天酶活力显著增高,分别达 374.47 和 501.35 U/mg;而肝胰腺内 GSH-PX 活力随饥饿时间的延长却呈现“先减后增”的变化趋势,在饥饿胁迫第 10 天时 GSH-PX 活力出现最低值 33.60 U/mg;而饥饿胁迫对肌肉组织 GSH-PX 活力的影响较小。

2.6 饥饿胁迫对猛虾蛄过氧化物酶活力的影响

饥饿胁迫对猛虾蛄过氧化物酶 (POD) 活力的

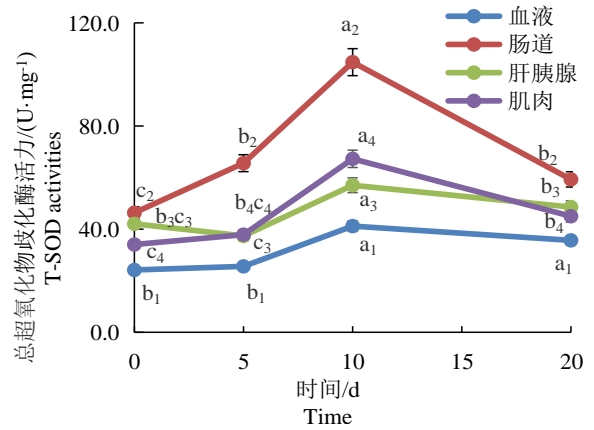


图 4 饥饿胁迫对猛虾蛄 T-SOD 活力的影响
字母(a~d)不同表示二者之间存在显著性差异,下标数字1~4分别代表血液、肠道、肝胰腺和肌肉组织4组样品

Fig. 4 Effect of starvation stress on
T-SOD activities of *H. harpax*

Different letters (a~d) mean that there is a significant difference between the two groups, and the subscript numbers 1~4 represent the samples of blood, intestine, hepatopancreas and muscle tissue, respectively

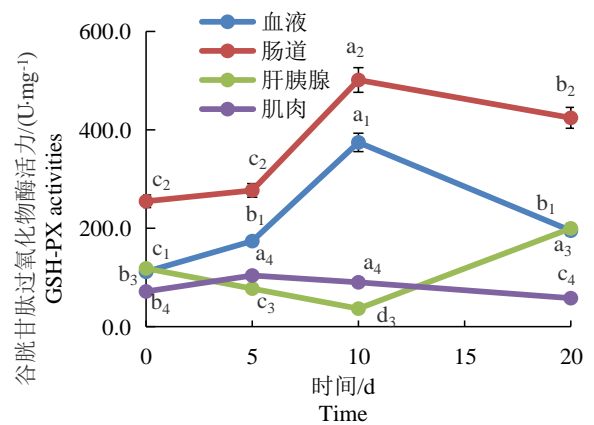


图 5 饥饿胁迫对猛虾蛄 GSH-PX 活力的影响
字母(a~d)不同表示二者之间存在显著性差异,下标数字1~4分别代表血液、肠道、肝胰腺和肌肉组织4组样品

Fig. 5 Effect of starvation stress on
GSH-PX activities of *H. harpax*

Different letters (a~d) mean that there is a significant difference between the two groups, and the subscript numbers 1~4 represent the samples of blood, intestine, hepatopancreas and muscle tissue, respectively

影响见图 6。实验结果表明,不同饥饿时间猛虾蛄血液和肠道内 POD 活力存在差异,部分饥饿时间里达到显著差异 ($P < 0.05$),而对肝胰腺和肌肉组织内 POD 活力影响却不显著 ($P > 0.05$)。并且,随着饥饿时间的延长,血液内 POD 活力逐渐升高,

在第 20 天时酶活力最高达 64.71 U/mg; 肠道内 POD 活力随饥饿时间的延长呈现“先增后降”的变化趋势, 在饥饿胁迫第 10 天时 POD 活力最大为 25.39 U/mg。

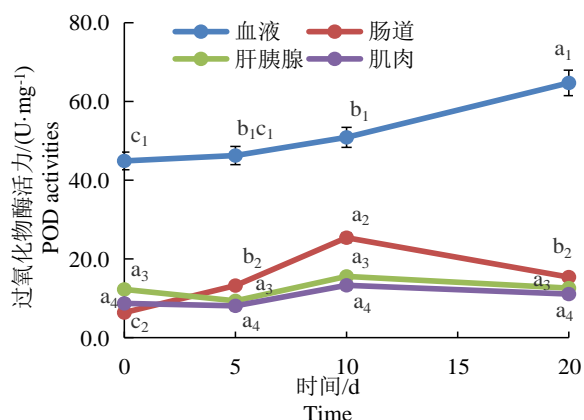


图 6 饥饿胁迫对猛虾蛄 POD 活力的影响
字母(a~d)不同表示二者之间存在显著性差异, 下标数字 1~4 分别代表血液、肠道、肝胰腺和肌肉组织 4 组样品

Fig. 6 Effect of starvation stress on
POD activities of *H. harpax*

Different letters (a~d) mean that there is a significant difference between the two groups, and the subscript numbers 1~4 represent the samples of blood, intestine, hepatopancreas and muscle tissue, respectively

3 讨论

水生动物在饥饿状态时, 主要是通过改变身体各种酶的活性来调节代谢水平、能量分配和能源物质消耗, 以适应食物缺乏造成的胁迫, 维持机体正常生理活动。而机体非特异性免疫系统在应对逆环境应激时起主导作用, 其中过氧化氢酶 (CAT)、超氧化物歧化酶 (SOD)、酸性磷酸酶 (ACP) 过氧化物酶 (POD)、以及谷胱甘肽过氧化物酶 (GSH-PX) 等在免疫调节过程中变化明显^[19-21]; 当在饥饿胁迫状态时, 先通过消耗自身储存的营养物质, 同时降低自身酶活性, 调节免疫因子活性以此维持生理活动^[22-23]。

3.1 饥饿胁迫对猛虾蛄过氧化氢酶活力的影响

CAT 可以将机体产生的 H_2O_2 分解成无毒、无害的 H_2O 和 O_2 , 而细胞内 CAT 的底物 H_2O_2 浓度大量增加时 CAT 活性便会被诱导^[24]。本实验中, 肠道和肌肉组织内 CAT 活性随饥饿时间的延长呈现“先增后降”, 表明轻度饥饿胁迫对虾蛄肠道和肌肉组织内 CAT 活性有不同程度诱导作用, 而重度

胁迫下这种诱导作用会被抑制^[25]。饥饿胁迫下肝胰腺内 CAT 活力随着时间的延长逐渐降低, 这可能是机体超氧阴离子自由基在 SOD 的作用下被还原为 H_2O_2 的含量下降, 致使相应 CAT 活性降低^[10, 22]。

3.2 饥饿胁迫对猛虾蛄酸性磷酸酶活力的影响

ACP 是一种重要的水解酶, 在体内直接参与磷酸基团的转移和代谢, 除了在血细胞内起作用外, 还可以分布于血清中形成水解酶体系^[21]。在本实验条件下, 饥饿胁迫对肠道和肝胰腺内 ACP 活力的影响均表现为“先增后降”的变化趋势, 并在饥饿胁迫第 5 天时 ACP 活力最大, 之后显著下降, 故可认为短期饥饿胁迫可诱导虾蛄抗氧化能力, 而长期饥饿可导致虾蛄免疫能力降低。研究指出, 饥饿胁迫后由于体内能量的消耗, 机体免疫力降低, 对体内 ACP 活性有重要的影响, 机体内 ACP 活性随着饥饿时间延长逐渐下降^[12, 14]。

3.3 饥饿胁迫对猛虾蛄碱性磷酸酶活力的影响

AKP 是机体对新陈代谢进行调节以保护自身的另一重要调节酶, 通过寡糖磷脂酰肌醇锚定在细胞膜上的结合蛋白, 在生物体可直接参与磷酸基团的转移和代谢, 且参与体内钙、磷代谢^[26-27]。水产动物处于不利环境, 如金属或有机物污染、饥饿等, 其碱性磷酸酶活性便发生变化^[26, 28]。本研究发现, 饥饿胁迫对血液、肠道和肝胰腺 AKP 活力的影响均表现为“先增后降”的变化趋势, 并分别在饥饿胁迫第 5 天和第 10 天时 AKP 活力最大, 可见短期饥饿胁迫诱导了其代谢, 而随着饥饿时间的延长其碱性磷酸酶活性下降使组织细胞生理活动维持在较低的水平以适应饥饿胁迫。

3.4 饥饿胁迫对猛虾蛄总超氧化物歧化酶活力的影响

SOD 是一种重要的清除体内超氧化阴离子自由基的抗氧化酶, 减少机体过氧化损伤, 其活性随自由基浓度的变化而变化^[29]。正常情况下, 生物机体内 SOD 的水平较为稳定, 但机体处于饥饿等外部胁迫状态下, 其抗氧化能力会随着外界环境和机体免疫能力的变化而变化^[10]。本实验中, 各组织酶活力呈现相一致的变化规律, 均表现为“先增后降”的变化趋势且在饥饿胁迫第 10 天时 T-SOD 活力最高。实验结果与现有很多研究是一致的, 如饥饿 25 d 方斑东方螺机体 SOD 活性增强, 40 d 却会导致 SOD 活性下降^[30]; 褐牙鲷在 2 d 的饥饿胁迫下 SOD 活性显著增加, 而饥饿 20 d 后

其SOD活性显著下降^[31]。为此,作者推测虾蛄在食物不足时,超氧阴离子的高低能够反映出虾免疫机能的好坏^[32],机体为应对饥饿胁迫而产生积极的免疫防御,迫使SOD活性增强以维持体内氧化系统的平衡,但长时间饥饿状态下,机体的能量会被消耗,致使SOD活性降低。

3.5 饥饿胁迫对猛虾蛄谷胱甘肽过氧化物酶活力的影响

GSH-PX是一类广泛存在于动植物和微生物中既能催化还原有机过氧化物,又能催化还原无机过氧化物的抗氧化酶,构成机体抵抗氧化应激的第一道屏障^[33]。实验结束时,血液和肠道GSH-PX活力均呈现“先增后降”的变化趋势并在饥饿第10天酶活力显著增高,说明在饥饿初期机体产生积极的抗氧化防御,然而随着能量的严重不足致使体内免疫酶活性下降^[21];然而,肝胰腺内GSH-PX活力却随饥饿时间的延长却呈现“先减后增”的变化趋势,表明肝胰腺GSH-PX活性发生了与饥饿胁迫相适应的变化,并且短期饥饿对猛虾蛄造成的氧化应激损伤可逆^[11]。

参考文献:

- [1] PRASAD D R, RAO P Y. Seasonal changes in the muscle biochemical composition of *Harpisquilla harpax* (de Haan, 1844) (Stomatopoda: Crustacea) represented in trawl net by-catches off Visakhapatnam, East Coast of India[J]. Journal of Chemical, Biological and Physical Sciences, 2017, 7(1): 292-303.
- [2] MULYONO M, MUFTI P, ABINAWANTO M P, et al. The development of gonad mantis shrimp *Harpisquilla raphidea* Fabricius, 1798 in Banten Bay, Indonesia[J]. International Journal of Aquatic Science, 2017, 8(1): 26-33.
- [3] WARDIATNO Y, MASHAR A. Biological information on the mantis shrimp, *Harpisquilla raphidea* (Fabricius 1798) (Stomatopoda, Crustacea) in Indonesia with a highlight of its reproductive aspects[J]. Journal of Tropical Biology Conservation, 2010, 7: 65-73.
- [4] YAN Y R, ZHANG Y Y, WU G R, et al. Seasonal feeding habits, reproduction, and distribution of *Harpisquilla harpax* (Stomatopoda: Harpiosquillidae) in the Beibu Gulf, South China Sea[J]. Journal of Crustacean Biology, 2015, 35(6): 776-784.
- [5] KODAMA K, SHIMIZU T, YAMAKAWA T, et al. Changes in reproductive patterns in relation to decline in stock abundance of the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in Tokyo Bay[J]. Fisheries Science, 2006, 72(3): 568-577.
- [6] 赵旺,杨其彬,陈旭,等. 猛虾蛄卵巢发育特征及其纳精囊内容物超显微观察[J]. 南方水产科学, 2019, 15(2): 121-126.
- [7] ZHAO W, YANG Q B, CHEN X, et al. Developmental features of ovary and ultramicroscopic observation of the yolk contents of *Harpisquilla harpax*[J]. South China Fisheries Science, 2019, 15(2): 121-126.
- [8] YEDUKONDALA R P, RAJENDRA P D, RUKMINI S I, et al. Meat yield studies in *Harpisquilla harpax* (de Haan, 1844) and *Oratosquilla anomala* (Tweedie, 1935) (Crustacea: Stomatopoda) represented in the shrimp trawl net by-catches off Visakhapatnam, East Coast of India[J]. European Journal of Experimental Biology, 2015, 5(5): 6-11.
- [9] 金鑫,徐钢春,杜富宽,等. 饥饿胁迫对刀鲚形体、体成分及血液生化指标的影响[J]. 动物学杂志, 2014, 49(6): 897-903.
- [10] JIN X, XU G C, DU F K, et al. Impacts of starvation stress on morphological change, chemical composition and blood biochemical parameters in *Coilia nasus* [J]. Chinese Journal of Zoology, 2014, 49(6): 897-903.
- [11] 区又君,苏慧,李加儿,等. 饥饿胁迫对卵形鲳鲹幼鱼

- 消化器官组织学的影响[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2013, 52(1): 100-110.
- OU Y J, SU H, LI J E, et al. Effects of starvation stress on the histological structure of the digestive organs for juveniles of *Trachinotus ovatus* [J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni, 2013, 52 (1) : 100-110.
- [10] 卢俊姣,刘淑兰,翟少伟. 饥饿胁迫对罗非鱼肝脏抗氧化能力的影响[J]. 中国农学通报, 2013, 29(35): 75-79.
- LU J J, LIU S L, ZHAI S W. Effects of starvation stress on antioxidant capacity in hepatopancreas of *Tilapia (Oreochromis niloticus)* [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2013, 29(35): 75-79.
- [11] 丁立云,陈文静,饶毅,等. 饥饿胁迫对彭泽鲫幼鱼生长、体组成、消化酶活性及抗氧化性的影响[J]. 河南农业科学, 2019, 48(1): 147-151.
- DING L Y, CHEN W J, YAO Y, et al. Effects of starvation on growth, body composition, activities of digestive enzyme and antioxidant of *Carassius auratus* var. Pengze [J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2019, 48(1): 147-151.
- [12] 李石磊,李文姬,付成东,等. 饥饿胁迫对虾夷扇贝几种免疫因子的影响[J]. 水产科学, 2011, 30(8): 441-444.
- LI S L, LI W J, FU C D, et al. Immune response of Japanese scallop *Patinopten yessoensis* to starvation [J]. Fisheries Science, 2011, 30(8): 441-444.
- [13] 陈政强,陈昌生,战文斌,等. 饥饿胁迫对九孔鲍免疫防御因子的影响[J]. 热带海洋学报, 2012, 31(5): 124-130.
- CHEN Z Q, CHEN C S, ZHAN W B, et al. Effect of starvation stress on immune response of abalone *Haliotis diversicolor supertexta* and anti-infectious resistance against *Vibrio parahaemolyticus* [J]. Journal of Tropical Oceanography, 2012, 31(5): 124-130.
- [14] 田青,荣小军,李彬,等. 饥饿胁迫对刺参(*Apostichopus japonicus*)免疫和生长的影响[J]. 渔业科学进展, 2014, 35(4): 71-76.
- TIAN Q, RONG X J, LI B, et al. Starvation stress effect on the immunity and growth of sea cucumber *Apostichopus japonicus* [J]. Progress in Fishery Sciences, 2014, 35(4): 71-76.
- [15] 赵朝阳,周鑫,邴旭文,等. 饥饿对克氏原螯虾亲虾消化酶活性及部分免疫指标的影响[J]. 大连水产学院学报, 2010, 25(1): 85-87.
- ZHAO C Y, ZHOU X, BING X W, et al. Effects of starvation on digestive enzyme activities and some immune indexes in broodstock red swamp crawfish *Procambarus clarkii* [J]. Journal of Dalian Fisheries University, 2010, 25(1): 85-87.
- [16] 乐可鑫,汪元,彭瑞冰,等. 饥饿和再投喂对虎斑乌贼幼体存活、生长和消化酶活力的影响[J]. 应用生态学报, 2016, 27(6): 2002-2008.
- LE K X, WANG Y, PENG R B, et al. Effects of starvation and re-feeding on survival rate, growth and digestive enzyme activities of juvenile *Sepia pharaonis* [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27 (6) : 2002-2008.
- [17] 周元雪. 口虾蛄消化酶及免疫因子特征的初步研究[D]. 大连:大连海洋大学, 2014.
- ZHOU Y X. Preliminary studies on feature of digestive enzymes and immune factors in *Oratosquilla oratoria* [D]. Dalian: Dalian Ocean University, 2014.
- [18] 吴桂荣,颜云榕,卢伙胜,等. 北部湾猛虾蛄生物学特性与渔业资源时空分布[C]//2012年中国水产学会学术年会论文集. 北京:海洋出版社, 2012: 215.
- WU G R, YAN Y R, LU H D, et al. Biological characteristics and spatial-temporal resource distribution of Robber harpiosquillid mantis shrimp, *Harpiosquilla harpax* in the Beibu Gulf, South China Sea [C]//Proceedings of the Academic Annual Meeting of Chinese Fishery Society in 2012. Beijing: Ocean Press, 2012: 215.
- [19] MARTINE Z, ALVAREZR M, MORALES E, et al. Antioxidant defenses in fish: biotic and abiotic factors [J]. Reviews in Fish Biology Fisheries, 2005, 15(1/2): 75-88.
- [20] 张克烽,张子平,陈芸,等. 动物抗氧化系统中主要抗氧化酶基因的研究进展[J]. 动物学杂志, 2007, 42(2): 153-160.
- ZHANG K F, ZHANG Z P, CHEN Y, et al. Antioxidant defense system in animals [J]. Chinese Journal of Zoology, 2007, 42(2): 153-160.
- [21] POLSTRA K, BAKKER W W, KLOK P A, et al. De-phosphorylation of endotoxin by alkaline phosphatase *in vivo* [J]. American Journal of Pathology, 1997, 151(4): 1163-1169.
- [22] 周凡,肖金星,陆静,等. 饥饿对莫桑比克草虾幼虾生存、肌肉组成、消化酶活力及免疫因子的影响[J]. 水产科技情报, 2013, 40(2): 67-71.
- ZHOU F, XIAO J X, LU J, et al. Effects of starvation on survival, muscle composition, digestive enzyme activity and immune factors of juvenile Mozambican tiger shrimp *Penaeus monodon* [J]. Fisheries Science and Technology Information, 2013, 40(2): 67-71.
- [23] 李志华,谢松,王军霞,等. 饥饿对日本沼虾生长和部分免疫功能的影响[J]. 上海水产大学学报, 2007, 22(1): 37-71.
- LI Z H, XIE S, WANG J X, et al. The effects of starvation on growth and some immune function in the shrimp *Macrobrachium nipponense* [J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2007, 22(1): 37-71.
- [24] 高春生,王春秀,张书松. 水体铜对黄河鲤肝脏抗

- 氧化酶活性和总抗氧化能力的影响[J]. 农业环境科学学报, 2008, 27(3): 1157-1162.
- GAO C S, WANG C X, ZHANG S S. Effects of copper on activities of antioxidant enzymes and total antioxidative competence in hepatopancreas of *Cyprinus Carpio* [J]. Journal of Agro-Environment Science, 2008, 27(3): 1157-1162.
- [25] 焦传珍, 刘小林, 翟飞. 镉对镉胁迫下鲫鱼肝脏抗氧化酶活力和活性氧含量的影响[J]. 环境与健康杂志, 2009, 26(6): 528-529.
- JIAO C Z, LIU X L, ZHAI F. Effect of La on antioxidant activity and reactive oxygen species content in Crucian liver stressed by cadmium [J]. Journal of Environment and Health, 2009, 26(6): 528-529.
- [26] 杜启艳, 王萍, 王友利, 等. 长期饥饿和再投喂对泥鳅不同组织糖原、酸性磷酸酶和碱性磷酸酶的影响[J]. 江西师范大学学报(自然科学版), 2008, 32(4): 114-119.
- DU Q Y, WANG P, WANG Y L, et al. Effects of long term starvation and refeeding on glycogen, acid phosphatase and alkaline phosphatase in different tissues of *Misgurnus anguillicadatus* [J]. Journal of Jiangxi Normal University (Natural Science Edition), 2008, 32(4): 114-119.
- [27] 廖金花, 陈巧, 林丽蓉, 等. 鲍鱼碱性磷酸酶的分离纯化和性质研究[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2005, 44(2): 124-127.
- LIAO J H, CHEN Q, LIN L R, et al. Purification and characterization of alkaline phosphatase from *Haliotis diversicolor* [J]. Journal of Xiamen University (Natural Science), 2005, 44(2): 124-127.
- [28] MORA S D, SHEIKHOLESLAMI M R, WYSE E, et al. An assessment of metal contamination in coastal sediments of the Caspian Sea [J]. Marine Pollution Bulletin, 2004, 48(1/2): 61-77.
- [29] DEMPLE B. Radical ideas: genetic responses to oxidative stress [J]. Clinical and Experimental Pharmacology and Physiology, 1999, 26: 64-78.
- [30] 薛明, 柯才焕, 王德祥, 等. 饥饿及恢复生长对方斑东风螺抗氧化体系的影响[J]. 中国水产科学, 2010, 17(2): 281-288.
- XUE M, KE C H, WANG D X, et al. Oxidative stress and antioxidant defenses during refeeding after starvation in tissues of juvenile spotted babylon, *Babylonia areolata* [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(2): 281-288.
- [31] 夏华, 陈阿琴, 徐国成, 等. 饥饿胁迫对褐牙鲈皮质醇激素和非特异免疫的影响[J]. 广东农业科学, 2012(24): 134-137.
- XIA H, CHEN A Q, XU G C, et al. Effects of starvation on cortisol and non-specific immunity of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* [J]. Guangdong Agricultural Science, 2012(24): 134-137.
- [32] 张静, 王军霞, 张亚娟, 等. 饥饿对日本沼虾代谢及SOD活性的影响[J]. 河北大学学报(自然科学版), 2007, 27(5): 537-540.
- ZHANG J, WANG J X, ZHANG Y J, et al. Effect of starvation on metabolism and SOD activity of *Macrobrachium nipponensis* [J]. Journal of Hebei University (Natural Science Edition), 2007, 27(5): 537-540.
- [33] 吕昆伦, 刘丹丹, 张红绪, 等. 水生动物体内谷胱甘肽过氧化物酶的功能及对环境胁迫的响应[J]. 水产科学, 2015, 34(6): 399-404.
- LV K L, LIU D D, ZHANG H X, et al. Function and response to environmental stresses of glutathione peroxidase in aquatic animals [J]. Fisheries Science, 2015, 34(6): 399-404.
- [34] 谭春明, 赵旺, 吴开畅, 等. 氨氮胁迫对方斑东风螺六种免疫酶活性的影响[J]. 海洋科学, 2019, 43(4): 8-15.
- TAN C M, ZHAO W, WU K C, et al. Effects of ammonia nitrogen stress on the activities of six immune enzymes of *Babylonia areolata* [J]. Marine Science, 2019, 43(4): 8-15.
- [35] 汪家鑫, 张钊, 胡盼, 等. 亚硝酸氮对红鳍东方鲀的毒性效应[J]. 广东海洋大学学报, 2013, 33(6): 52-56.
- WANG J X, ZHANG Z, HU P, et al. Effect of nitrite on hepatic antioxidant enzymes and acute toxicity in juvenile *Takifugu rubripe* [J]. Journal of Zhanjiang Ocean University, 2013, 33(6): 52-56.
- [36] MARTÍNEZ-ÁLVAREZ R M, HIDALGO M C, DOMÉZAIN A, et al. Physiological changes of sturgeon *acipenser naccarii* caused by increasing environmental salinity [J]. Journal of Experimental Biology, 2002, 205(23): 3699-3706.

(责任编辑 张冰)